Rev. Écol. Biol. Sol, 1976, **13** (2): 337-351.

Un exemple de rupture de l'équilibre biocénotique par déboisement : Les peuplements de Collemboles édaphiques du Piau d'Engaly (Hautes-Pyrénées)

PAR

L. BONNET, P. CASSAGNAU et L. DEHARVENG (1)

Université P. Sabatier
Laboratoire de Zoologie ERA n°490 : Écobiologie des Arthropodes édaphiques
118, route de Narbonne - 31077 Toulouse Cedex

INTRODUCTION

La faune arthropodienne du sol étant très sensible aux conditions éco-climatiques (une des constantes de l'écologie des Collemboles est l'opposition toujours nette entre les peuplements en paysage découvert et ceux en paysage couvert), il nous a paru intéressant d'étudier l'influence que pouvait avoir l'intervention humaine brutale sur l'équilibre biologique qui s'instaure dans les peuplements climaciques. L'impact des modifications du paysage sur les faunules de Collemboles sera étudié successivement sous les 2 aspects que peut revêtir dans ce domaine la perturbation écologique : déboisement d'un climax forestier — reboisement à partir d'une prairie. C'est le premier aspect qui sera retenu ici.

L'étude des Collemboles au niveau de la station de ski récemment ouverte dans la haute vallée d'Aure au Piau d'Engaly (commune d'Aragnouet) présentait un intérêt multiple.

— La vallée d'Aure et le Massif du Néouvielle sont les régions des Pyrénées Centrales où la pédofaune est la mieux connue à la suite des recherches que nous y poursuivons depuis plus de 20 ans.

Reçu en juillet 1975.

(1) Travail réalisé avec l'aide financière de la D.G.R.S.T. dans le cadre d'un contrat « Inculture pyrénéenne » (Comité « Équilibres et lutte biologique »).

— La proximité du laboratoire biologique d'Orédon facilite la prospection sur le terrain, et le traitement du matériel.

— L'ouverture de la station de ski a amené une agression limitée mais très nette, par la pratique de saignées dans une forêt humide (hêtraie-sapinière) isolée au sein des prairies des étages montagnards et subalpins.

— La saignée étudiée est franche et récente (1968-1969) ce qui permet d'étudier à chaud la rupture de l'équilibre et d'envisager par la suite l'étude de l'évolution temporelle vers un nouvel équilibre.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

La hêtraie-sapinière étudiée forme une écharpe sur la rive sud de la vallée de Badet au pied du Pic de la Ludette entre 1450 et 1800 m d'altitude (Bois de Barguerettes, au-dessus du Plan d'Aragnouet, figure 4).

Contrairement à la vallée adjacente de Couplan qui permet d'atteindre les zones lacustres du Néouvielle, la vallée de Badet ne voit pas la forêt se développer très haut et à 1 800 m d'altitude, nous sommes déjà à la limite des forêts humides (hêtraie-sapinière) que ne relaient pas les pinèdes de l'étage subalpin *(Pinus sylvestris* et *Pinus uncinata)*. Au-delà d'une futaie assez maigre (pour les hêtres en particulier) limitée à l'ombrée, nous passons à des landes à rhododendrons et aux prairies subalpines qui tapissent toute la haute vallée des Nestes de Badet et de la Gela. La vallée est largement ouverte (photo 1) et plus ensoleillée que la vallée de Couplan, ce que souligne en soulane la présence de champs de céréales probablement les plus élevés des Pyrénées Centrales (1 700 m) ; la zone étudiée correspond donc au groupement mésohygrophile VI C de CHOUARD (1949) bordé par les landes calcifuges V D et V G qui font la transition entre les prairies fauchables qui ne dépassent guère l'amont du Plan d'Aragnouet et les étendues subalpines constituant les champs de ski.

L'accès aux pistes de ski a nécessité l'ouverture de 2 saignées ; l'une sert de piste de descente entre « Fontaine Froide » et le Pont de Lhère et emprunte une ancienne pente de prairie élargie artificiellement où le sol a été totalement détruit ; l'autre perpendiculaire à la pente et large d'environ 50 m a permis l'installation des pylones des télésièges reliant les côtes 1 400 et 1 950. C'est celle qui est étudiée ici. Cette saignée présente un recouvrement assez hétérogène ; entre les souches restées en place (photo 2) subsistent des plaques fragmentées de litière et d'humus souvent mêlées de terre et de cailloutis, la disposition stratifiée régulière étant sans doute fortement remaniée par la fusion de la neige au printemps et les ruissellements en été. Il s'y développe une végétation encore clairsemée, de graminées diverses, de fougères, millepertuis, digitales, églantiers... insuffisante bien entendu pour soustraire à l'action de l'ensoleillement les couches superficielles du milieu édaphique.

Après une étude préliminaire d'une vingtaine de prélèvements de sondage réalisés en juillet 1972, 100 prélèvements (plus ou moins 500 cm^3) ont été effectués les 10, 11, 12 septembre 1972 en un seul lot, et traités en même temps sur appareils de Berlèse afin d'éliminer d'éventuelles fluctuations dues aux cycles saisonniers.



FIG. 1. — Vue générale de la basse station du Piau d'Engaly. On distingue de g. à d. la parcelle orientale du bois de Barguerettes, la saignée des télésièges, la parcelle occidentale, la piste de descente de Fontaine Froide, la portion inférieure de la forêt (cf. fig. 4). Au fond, massif du Campbielh dans les nuages.

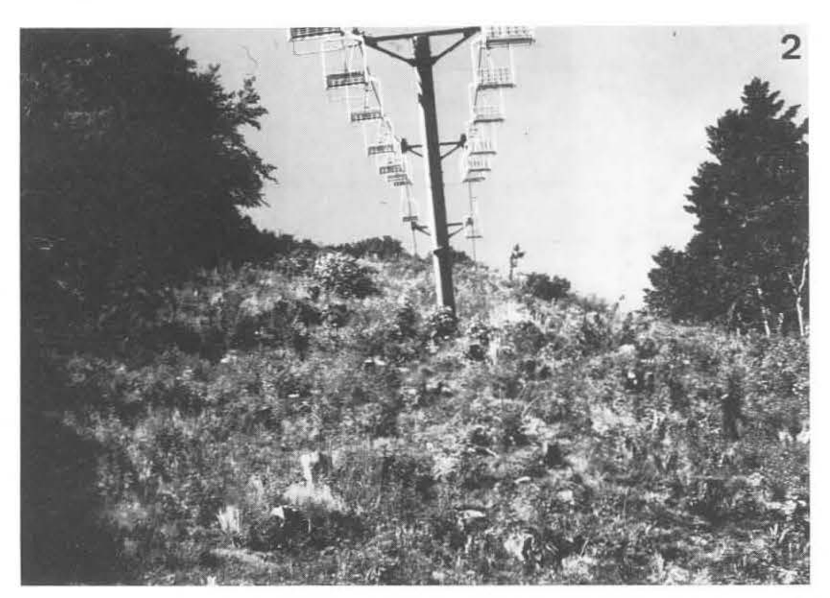


FIG. 2. — Détail de la saignée des télésièges. A gauche, lisière ombragée de la parcelle orientale ; à droite, lisière ensoleillée de la parcelle occidentale (photos prises à midi le 25 août 1973).

L'analyse de ce matériel nous a conduits à conserver, en vue d'une étude statistique des peuplements, les 60 relevés les plus significatifs. Ce sont :

— 10 prélèvements d'humus et litière dans la parcelle de forêt à l'est de la saignée (relevés 1 à 10).

— 10 prélèvements d'humus et litière dans la parcelle de forêt à l'ouest de la saignée (relevés 11 à 20).

— 10 prélèvements d'humus et de litière dans la partie est de la saignée (entre la rangée de pylones et la parcelle est) (relevés 51 à 60).

— 10 prélèvements d'humus et de litière dans la portion ouest de la saignée (entre la rangée de pylones et la parcelle ouest) (relevés 41 à 50).

— 10 prélèvements de prairie-lande à « Fontaine Froide » à l'extrémité orientale de la parcelle est (1 650 m) (relevés 21 à 30).

— 10 prélèvements de prairie-lande au-dessus de la limite supérieure de la forêt (1 850 m) (relevés 31 à 40).

Dans chaque relevé, l'aspect quantitatif de chaque espèce est traduit par une classe d'abondance selon les limites suivantes :

Nombre d'individus par prélèvement		Classe d'abondance
1 à 5	——→	1
5 à 10	——→	2
10 à 20	——→	3
20 à 50	——→	4
50 à 100	——→	5
100 à 500	——→	6
500 et +	——→	7

La liste des 50 espèces les plus représentatives de Collemboles est donnée dans les tableaux I et II où nous avons fait figurer les abondances cumulées dans chacun des 6 types de biotypes retenus (somme globale des abondances des dix relevés de chaque type).

La classe d'abondance qui caractérise chaque espèce dans chaque relevé a été retenue pour l'analyse qui va suivre.

Principe de l'analyse factorielle des correspondances :

Considérons le tableau de dépendance relatif à un premier ensemble de P relevés et un second ensemble de Q espèces.

Chaque ligne du tableau est constituée par les fréquences des différentes espèces dans les différents relevés représentés par les colonnes.

L'analyse des correspondances permet de décrire les éventuelles proximités existant entre les espèces, entre les milieux, et entre les espèces et les milieux. Dans l'espace ayant par exemple autant de dimensions qu'il existe de colonnes dans le tableau (P dimensions) deux points figurant deux espèces seront d'autant plus proches que les profils de leurs fréquences dans les milieux seront plus voisins. En outre, si une espèce intervient avec une fréquence élevée dans le profil d'un milieu, elle sera très proche de ce milieu.

TABLEAU I

Piau d'Engaly : Abondances cumulées - Poduromorphes

Espèces	Bois E	Saignée E	Bois O	Saignée O	Prairie inf.	Prairie sup.
Hypogastrura acuminata	19	12		6		1
Hypogastrura armata	15	6	7	7	5	5
Hypogastrura denticulata					3	1
Hypogastrura tuberculata	1	1				
Willemia anophthalma	6		9	4		
Willemia aspinata			1			
Bilobella aurantiaca	6	1		2		
Brachystomella parvula		7	24	10	9	12
Friesea mauriesi						1
Friesea mirabilis			1	1	1	1
Friesea pyrenaica			1			
Micranurida meridionalis	1	4		4		
Micranurida peyrei	32	1	30	5		
Neanura monticola	11	3	4	4		
Neanura muscorum	3	6	1	6		
Neanura plena	4					
Protachorutes pyrenaeus	21	7	8	8		
Pseudachorutes parvulus	1	3		5		
Onychiurus absoloni	2			4		
Onychiurus armatus	28	17	27	24	4	20
Onychiurus sp. 1			2			1
Onychiurus sp. 2	1					
Tullbergia bipartita				1		
Tullbergia callipygos	4	7	5	13		2
Tullbergia krausbaueri	3	2	9	2	9	9

L'ensemble des points constitue un nuage qui s'étire dans l'espace à P (ou Q) dimensions suivant plusieurs directions ou axes qu'il est intéressant de concrétiser.

L'analyse des correspondances permet de par le choix de sa métrique la représentation simultanée des variables-colonnes (milieux) et des variables-lignes (espèces) dans le système de référence constitué par les axes. L'importance relative de ces derniers peut être en outre déterminée d'après la fraction d'inertie dont ils rendent respectivement compte.

Nous avons adopté dans les représentations graphiques à 4 dimensions, la convention suivante (Fig. 3) :

Chaque point est figuré dans le système de deux axes, représentant deux facteurs. A partir du point, est mené un nouveau système de référence constitué par deux autres axes figurant deux autres facteurs. Dans ce système est tracé un vecteur dont les composantes sont les coordonnées sur les deux derniers facteurs.

TABLEAU II

Piau d'Engaly : Abondances cumulées - Entomobryomorphes + Symphypléones

Espèces	Bois E	Saignée E	Bois O	Saignée O	Prairie inf.	Prairie sup.
Anurophorus oredonensis		4				
Coloburella zangherii	1	5				
Folsomia pyrenaea	43					
Folsomia quadrioculata	40	52	58	58	26	30
Isotoma notabilis	27	31	28	31	36	16
Isotomiella minor	21	40	36	41	3	11
Isotomina debilis	38	41	38	46		1
Pseudanurophorus binoculatus			1			6
Pseudisotoma monochaeta	30	49	54	41	17	32
Tetracanthella pyrenaica	2					1
Tomocerus minor		1	8			6
Entomobrya nivalis	2	4	1			2
Heteromurus major		8	9	6	10	12
Lepidocyrtus curvicollis	6	2				1
Lepidocyrtus cyaneus				5	34	12
Pseudosinella alba	17	13	6	12	6	1
Pseudosinella suboculata	12	4	16	5		
Oncopodura meridionalis	7	17	23	15		
Megalothorax minimus	5	11	10	15		4
Arrhopalites terricola					1	1
Sminthurinus aureus		5	2	5		16
Sminthurinus gr. *niger*	11	1	1			
Sminthurinus signatus		1	1		10	7
Sphaeridia pumilis					22	21
Sphyrotheca lubbocki	1	1	4	1		

Ainsi, les points proches dans l'espace des deux premiers axes figurés dans le second système de référence par des vecteurs sensiblement équipollents sont proches dans l'espace des quatre facteurs considérés.

L'analyse des Correspondances donne une très bonne description du tableau des données. A partir des tableaux dichotomiques dans lesquels les fréquences sont simplement 1 ou 0 (présence, absence), les résultats sont nettements plus intéressants pour l'écologiste que ceux obtenus au moyen de l'Analyse en Composantes Principales.

Dans le graphique, les distances apparaissent clairement, et la pondération permet de comparer sans distorsion des espèces (ou des relevés) dont les effectifs sont très disparates.

Les espèces confondues sur le graphique présentent le même profil bien qu'elles puissent différer par leurs fréquences absolues. Cette propriété permet de faire intervenir, dans l'analyse, des récoltes dont les effectifs sont nettement différents.

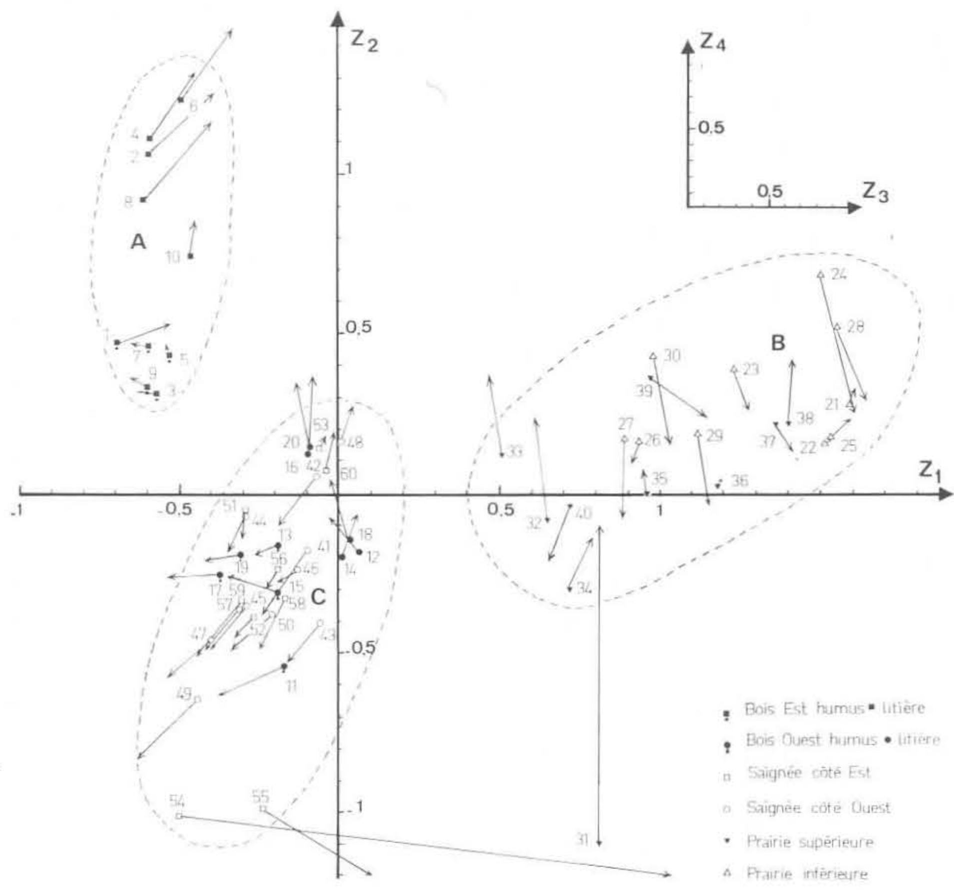


FIG. 3. — Nuages des relevés dans l'espace des facteurs Z_1 et Z_2. En haut, à droite, échelle des vecteurs des facteurs Z_3 et Z_4 (explications dans le texte).

La place des espèces au voisinage du centre de gravité permet de discriminer celles qui ne présentent pas de caractéristiques notables par rapport à l'aspect moyen des espèces. Il en va de même pour les relevés, c'est-à-dire pour les biotopes.

Par contre, les espèces (et les relevés) les plus éloignés de 0 et les plus proches des axes présentent en général des caractéristiques intéressantes. Le calcul des contributions permet de discriminer les espèces (et les relevés) qui participent le plus hautement à l'établissement de la structure factorielle.

ÉCOLOGIE GÉNÉRALE DES ESPÈCES RÉCOLTÉES

L'étude biocénotique menée dans le Massif du Néouvielle, et en particulier dans la vallée de Couplan parallèle à celle de Badet, nous avait permis de mettre en évidence l'opposition constante des milieux de sous-bois et ceux de prairie ainsi que les fluctuations enregistrées suivant l'altitude, la microtopographie, l'orientation des versants (CASSAGNAU, 1961). Les espèces récoltées ici entrent bien entendu dans le cadre général des conclusions émises à l'époque et reprises récemment à l'occasion du traitement de nos données par l'analyse des correspondances (cf. SALEM in BENZECRI, 1973). Nous nous contenterons donc de souligner les traits essentiels du peuplement, renvoyant le lecteur au travail cité ci-dessus pour des précisions complémentaires.

Nous retrouvons bien entendu les 7 espèces que nous avions définies comme *fondamentales* dans la biocénose du Massif du Néouvielle : *Pseudisotoma monochaeta, Isotoma notabilis, Isotomiella minor, Folsomia 4-oculata, Onychiurus armatus, Tullbergia krausbaueri, Megalothorax minimus*. Les synusies forestières de la vallée de Couplan et de la cuvette d'Orédon, en ombrée, s'étageaient de 1 000 à 1 900 m avec une limite nette aux alentours de 1 500 m (synusie 1, 2 d'une part, 3 d'autre part). Le bois de Barguerettes montre un peuplement à cheval sur ces 2 types : *Pseudosinella alba, Pseudosinella suboculata* et *Oncopodura meridionalis*, caractéristiques de 1 et 2, voisinent avec *Protachorutes pyrenaeus* caractéristique de la synusie 3. On notera cependant l'absence de *Triacanthella perfecta* et la relative abondance de *Micranurida peyrei* aussi bien dans la parcelle occidentale que dans la parcelle orientale, ainsi que la présence de *Hypogastrura acuminata* dans la parcelle orientale. La présence de *Folsomia pyrenaea* dans la seule portion orientale s'explique assez mal, cette espèce étant surtout répandue en forêt de soulane ; l'élargissement de la vallée est peut-être responsable de l'installation de cette espèce dans le bois des Barguerettes. La prairie subalpine, elle, nous fournit des espèces de la synusie 9, sauf *Isotomina thermophila* très fréquente au niveau d'Orédon : Ce sont essentiellement *Brachystomella parvula, Sphaeridia pumilis* et les *Sminthurinus* du groupe *aureus* (*aureus* sensu stricto et *signatus*).

RÉSULTAT DE L'ANALYSE DES CORRESPONDANCES ET DISCUSSION

L'analyse des Correspondances permet de traiter simultanément les espèces et les relevés que l'on peut porter sur le même graphique ; pour ne pas surcharger la figuration des résultats, nous n'avons fait figurer que les nuages relatifs aux relevés, dans l'espace des facteurs Z_1 et Z_2 (Fig. 3), les résultats relatifs aux espèces étant donnés sous la forme de tableaux (tableau III et IV).

Les 2 premiers facteurs extraient respectivement 16,05 et 8,92 % de l'inertie ; les espèces et les relevés s'étirent suivant 2 axes correspondant à ces 2 facteurs.

TABLEAU III

Analyse factorielle de l'affinité cénotique des espèces - Poduromorphes

	Z_1	Z_2	Z_3	Z_4
Valeur propre	0.377	0.209	0.199	0.168
Pourcentage d'inertie	16.05	8.92	8.46	7.18
Hypogastrura acuminata	— 0.564	0.700	0.296	0.231
Hypogastrura armata	0.051	0.757	0.124	0.234
Hypogastrura denticulata	2.243	1.231	0.558	— 1.494
Hypogastrura tuberculata	— 0.592	0.590	0.437	0.428
Willemia anophthalma	— 0.551	— 0.008	— 0.496	— 0.034
Willemia aspinata	— 0.273	— 1.182	— 0.896	— 0.435
Bilobella aurantiaca	— 0.718	0.476	— 0.297	— 0.106
Brachystomella parvula	0.501	— 0.089	— 0.075	0.700
Friesea mauriesi	1.313	— 2.320	0.031	4.893
Friesea mirabilis	0.715	— 0.143	— 0.120	— 0.537
Friesea pyrenaica	— 0.273	— 1.182	— 0.896	— 0.435
Micranurida meridionalis	— 0.464	— 0.354	— 0.362	— 0.536
Micranurida peyrei	— 0.591	0.399	— 0.137	0.245
Neanura monticola	— 0.640	0.321	0.348	0.186
Neanura muscorum	— 0.495	— 0.303	0.227	— 0.302
Neanura plena	— 1.040	0.935	0.231	0.150
Protachorutes pyrenaeus	— 0.568	0.542	— 0.011	0.191
Pseudachorutes parvulus	— 0.411	— 0.297	— 0.424	— 0.515
Onychiurus absoloni	— 0.410	0.040	— 0.479	— 0.587
Onychiurus armatus	— 0.149	— 0.196	— 0.293	— 0.122
Onychiurus sp. 1	0.209	— 1.004	— 0.699	— 0.036
Onychiurus sp. 2	— 0.984	1.006	— 0.212	0.023
Tullbergia bipartita	— 0.711	— 1.424	— 0.790	— 0.887
Tullbergia callipygos	— 0.380	— 0.732	— 0.351	— 0.250
Tullbergia krausbaueri	0.781	— 0.210	— 0.094	0.271

1. Pour les espèces, celles situées à proximité du centre de gravité des coordonnées (valeurs négatives ou positives faibles) peuvent être considérées comme les plus écologiquement neutres, c'est-à-dire les moins spécialisées, correspondant à une distribution moyenne, dans le cadre bien entendu du matériel testé : Nous y retrouvons 5 espèces fondamentales de la biocénose : *P. monochaeta, O. armatus, F. 4-oculata, I. notabilis, M. minimus,* ainsi que *Pseudosinella alba* qui a tendance ici à devenir expansive.

Sur l'axe Z_1, les valeurs extrêmes positives prises pour *Hypogastrura denticulata, Sminthurinus signatus, Lepidocyrtus cyaneus, Sphaeridia pumulis* d'une part, et les valeurs négatives pour les *Willemia* et la plupart des *Neanuridae,* nous permettent d'assimiler ce premier facteur au gradient « paysage couvert → prairie » qui détermine les traits essentiels de l'écologie des Collemboles édaphiques. Le facteur Z_2 est plus difficile à réifier. Les facteurs extrêmes positifs *(Folsomia pyrenaea, Tetracanthella pyrenaica, Lepidocyrtus curvicolis, Sminthurinus niger, Hypogastrura denticulata)* ou négatifs *(Anuro-*

TABLEAU IV

Analyse factorielle de l'affinité cénotique des espèces Entomobryomorphes + Symphypléones

	Z_1	Z_2	Z_3	Z_4
Valeur propre	0.377	0.209	0.199	0.168
Pourcentage d'inertie	16.05	8.92	8.46	7.18
Anurophorus oredonensis	— 0.600	— 2.190	4.181	— 0.957
Coloburella zangherii	— 0.861	— 1.671	5.773	— 0.707
Folsomia pyrenaea	— 0.968	1.397	0.291	0.448
Folsomia quadrioculata	0.022	— 0.144	— 0.013	— 0.095
Isoloma notabilis	0.290	0.196	— 0.026	— 0.202
Isolomiella minor	— 0.295	— 0.461	— 0.200	— 0.167
Isolomina debilis	— 0.497	— 0.212	— 0.132	— 0.167
Pseudanurophorus binoculatus	1.128	— 2.051	0.060	4.289
Pseudisotoma monochaeta	0.070	— 0.076	0.114	0.040
Tetracanthella pyrenaica	— 0.230	1.144	0.279	1.073
Tomocerus minor	0.554	— 0.379	— 0.155	0.814
Entomobrya nivalis	— 0.173	— 0.459	2.610	0.544
Heteromurus major	0.760	— 0.427	— 0.170	0.451
Lepidocyrtus curvicollis	— 0.494	1.467	0.525	0.435
Lepidocyrtus cyaneus	1.736	0.577	0.132	— 0.828
Pseudosinella alba	— 0.243	0.100	0.170	— 0.231
Pseudosinella suboculata	— 0.501	0.321	0.100	0.349
Oncopodura meridionalis	— 0.399	— 0.359	— 0.232	— 0.116
Megalothorax minimus	— 0.168	— 0.161	— 0.242	— 0.175
Arrhopalites terricola	1.633	0.885	0.162	— 1.650
Sminthurinus aureus	0.896	0.114	0.060	0.005
Sminthurinus gr. *niger*	— 0.844	1.383	0.449	0.677
Sminthurinus signatus	1.660	0.012	0.075	0.500
Sphaeridia pumilis	2.084	0.372	0.185	0.066
Sphyrotheca lubbocki	— 0.381	0.162	— 0.137	0.108

phorus oredonensis, Friesea mauriesi, Pseudanurophorus binoculatus) soulignent la faculté qu'ont ces espèces de s'écarter du type moyen de peuplement, soit par localisation à un seul type de milieu cf. *Folsomia pyrenaea,* soit par apparition sporadique çà et là (valeur négative). Ce phénomène n'est peut-être pas indépendant des conditions hygrothermiques, les valeurs positives étant en général recensées pour des espèces de type hémiédaphique mésophile ou hygrophile. D'autre part la répartition des relevés suivant cet axe 2 montre aussi une influence possible de l'humidité sur la dissociation des types de biotopes.

2. La figure 3 nous montre clairement la façon dont se comportent les relevés dans l'espace des 2 premiers facteurs. Les vecteurs relatifs aux facteurs Z_3 et Z_4 ont été eux aussi portés sur la figure 3 mais nous n'avons pas clairement pu réifier la signification de ceux-ci.

Leur combinaison aboutit à la formation de nuages bien séparés : un

nuage A « *bois oriental* », formé de points tous négatifs dans le facteur Z_1 et tous positifs dans le facteur Z_2, un nuage B « *prairie* », formé de points tous positifs dans le facteur Z_1 et dont la plupart sont aussi positifs dans le facteur Z_2, un nuage C « *saignées + bois occidental* » intercalé entre les 2 premiers sur l'axe Z_1, mais décalé vers les valeurs négatives sur l'axe Z_2.

Dans les nuages A et C, nous noterons une séparation franche des relevés de litière, décalés vers les valeurs positives par rapport aux relevés d'humus sensu stricto, ceci étant particulièrement net dans la parcelle orientale.

Ce décalage est essentiellement dû à l'appauvrissement de ces relevés en certaines espèces dont les plus typiques *Oncopodura meridionalis* et *Pseudosinella alba* sont particulièrement bien représentées ailleurs et proches du centre de gravité des espèces moyennes (OM : Z_1 : — 0,399, Z_2 : — 0,359, PA : Z_1 : — 0,243, Z_2 : 0,1).

Une explication écologique peut en être donnée si l'on tient compte du fait que les prélèvements ont été faits après une période de forte pluie ; la litière du sous-bois était gorgée d'eau et reposait sur un humus humide mais beaucoup mieux drainé. Il est possible que ce phénomène de rétention d'eau liquide, par les feuilles de hêtres en particulier, ait joué un rôle de facteur limitant temporaire pour les espèces plus sensibles à la noyade que d'autres. Un tel phénomène n'a pas été observé dans les saignées, où, du fait du remaniement des strates superficielles, la séparation de la litière et de l'humus n'était pas possible au moment du prélèvement.

Le nuage B montre un étalement des points plus accentué avec un décalage vers les valeurs positives de l'axe Z_2 pour les relevés de la prairie inférieure qui montre un appauvrissement net (absence de *Tomocerus minor*, *Sminthurinus aureus*...). Cet étalement des points en milieu découvert est un indice général de l'hétérogénéité plus grande des conditions écoclimatiques par rapport aux biotopes du couvert forestier. Le prélèvement 31 s'écarte très nettement du nuage (Z_2 = — 1,062) ; la présence d'espèces forestières comme *Isotomina debilis* mais surtout de *Friesea mauriesi* et *Pseudanurophorus binoculatus* est un indice d'écoclimat particulièrement froid (Cassagnau, 1961) dû peut-être à un ruissellement d'eau à basse température comme il en existe de nombreux sur ce flanc de la vallée de Badet (nous sommes juste au-dessus du lieu-dit « Fontaine Froide » !).

Il faut rapprocher ce détail de la découverte lors des premiers relevés de sondages, d'une abondante colonie de *Gnathisotoma bicolor* dans les alentours du terminus des télésièges donc très près de la zone de prélèvements, vers 1 900 m. Cette espèce vit d'habitude dans les Pyrénées Centrales dans la zone des névés semi-persistants entre 2 300 et 3 000 m d'altitude. Cette colonie subalpine est d'ailleurs formée en été d'individus écomorphiques actuellement à l'étude. Cet exemple montre une fois de plus l'hétérogénéité écoclimatique du tapis édaphique et la nécessité d'apporter le plus grand soin dans l'échantillonnage sur le terrain.

Le nuage C vient donc s'intercaler entre la parcelle orientale et les formations de prairies avec un décalage net vers les valeurs négatives de Z_2 tout en englobant le centre de gravité de la figure 3 (valeurs positives et négatives faibles sur les 2 axes) ce qui souligne le caractère moyen (non spécialisé) des relevés. Nous y voyons pêle-mêle non seulement les relevés des

2 séries de la saignée du télésiège mais encore ceux effectués dans la parcelle occidentale du bois. Tout se passe comme si, à partir du peuplement d'une hètraie-sapinière homogène nettement distinct du peuplement des landes et prairies subalpines, s'était individualisé un nouveau type de biotope dès la percée de la saignée des télésièges, avec glissement de sa biocénose vers les valeurs positives de Z_1 et les valeurs négatives de Z_2, ce nouveau type englobant la parcelle occidentale de la forêt, tout au moins à son voisinage de la saignée, sans toutefois devenir un véritable biotope de type découvert. Que la rupture de l'équilibre biocénotique soit particulièrement nette au niveau des 2 séries de la saignée n'a rien d'étonnant lorsqu'on connaît la rapidité de réaction d'organismes hygrophiles à respiration aérienne comme les Collemboles aux changements, même minimes, de l'écoclimat environnant. Le déplacement vers les valeurs positives de Z_1 des peuplements de la parcelle occidentale est beaucoup plus inattendue et mérite qu'on s'y arrête. Il peut être expliqué de 2 façons :

— les différences constatées entre le bois oriental et le bois occidental préexistaient à l'ouverture de la saignée. Cette hypothèse ne peut guère être retenue, d'une part parce que le bois des Barguerettes était apparemment bien homogène avant l'installation de la station de ski. Aucune différence microtopographique ou du couvert végétal ne peut être mise en évidence entre ces 2 portions de la hêtraie-sapinière. D'autre part, cela supposerait qu'une limite écologique rectiligne séparait les 2 parcelles, limite qui aurait correspondu à une ligne suivant très exactement l'actuelle lisière de séparation entre la parcelle du bois oriental et la saignée longeant ce bois. Il n'est pas besoin d'insister sur le caractère fort invraisemblable d'une telle hypothèse ;

— l'ouverture de la saignée a non seulement perturbé les conditions écoclimatiques au niveau de la parcelle déboisée (couverture de neige, ruissellement, insolation), mais aussi permis dans une certaine mesure la transformation de la biocénose sous le couvert à partir de la lisière ainsi créée au sud-est de la parcelle occidentale. Cette 2e hypothèse peut facilement être étayée par la disposition relative des 2 parcelles. Nous avons reporté sur la figure 4 le plan d'ensemble à grande échelle de la station du Piau d'Engaly superposé à un héliogramme théorique valable pour la zone pyrénéenne (43° latitude nord), non compte tenu de la présence de masques pouvant faire ombre, de façon très comparable d'ailleurs, sur tous les points de la station étudiée. On voit aisément que la lisière occidentale de la saignée est ensoleillée dès le lever du soleil, quelle que soit la saison, jusqu'à 13 h 30 à 14 h pendant le printemps et l'été, c'est-à-dire pendant la période déneigée (9 h d'insolation par exemple le 21 juillet). La lisière orientale, elle, sera dans l'ombre pendant toute cette partie de la journée et ne bénéficiera que d'un ensoleillement tardif (5 h d'insolation maximum par exemple le 21 juillet). Il s'ajoute à cela que la vallée de Badet à l'ouest est barrée en amont par une des plus hautes crêtes nord-sud du massif (Soum de Salettes : 2 864 m, Campbielh : 3 173 m) qui ne s'abaisse que très localement au-dessous de 2 700 m (Port de Campbielh : 2 596 m) alors qu'elle est largement ouverte en aval à l'est. Ce masque imposant va réduire encore les possibilités d'ensoleillement de la lisière orientale. La pénétration de masses d'air chaud et sec en été au cœur du sous-bois ne se réalisera sans doute pas de la même manière de part et d'autre de la saignée des télésièges. Il est hautement probable que nous avons là un processus capable d'expliquer

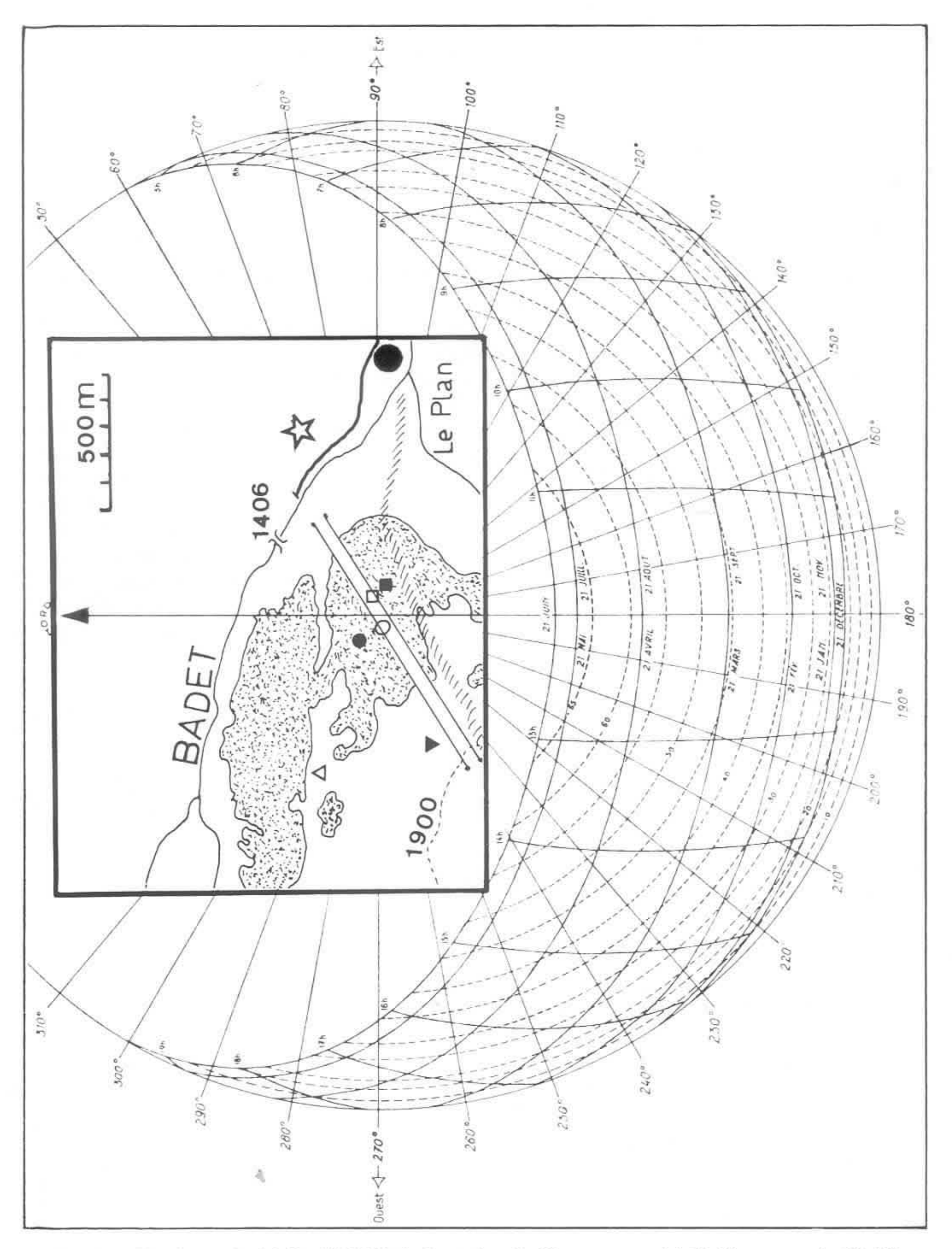


FIG. 4. — Plan à grande échelle (1/25.000) de la station du Piau, superposé à l'héliogramme de 43° LN. Les symboles des milieux sont les mêmes que ceux utilisés dans la figure 3. L'étoile marque le lieu de prise de vue de la photo 1.

la facilité avec laquelle s'est modifiée la biocénose de la parcelle occidentale par rapport aux peuplements beaucoup plus stables du bois est.

RÉACTION DES ESPÈCES AUX CHANGEMENTS DU MILIEU

Les fluctuations quantitatives des espèces apparaissent à l'examen des tableau I et II (abondances cumulées). Notons tout d'abord que les espèces fondamentales de la biocénose du Néouvielle ne semblent pas touchées de façon significative par l'agression brusque que constitue la saignée. Il semblerait que certaines d'entre elles aient peut-être légèrement bénéficié de l'opération *(F. 4-oculata, I. notabilis ; I. minor)*. Certaines espèces forestières accusent un franc fléchissement dans la saignée seule *(M. peyrei* et *P. suboculata)* mais la plupart des formes les plus sensibles régressent aussi dans le bois occidental : *H. armata, N. monticola, N. plena, P. pyrenaeus, B. aurantiaca, S. gr. niger, F. pyrenaea.* Par contre, d'autres sont manifestement favorisées comme *T. callypygos* et surtout *M. minimus* et *O. meridionalis.* Cette dernière espèce est ici à la limite supérieure de sa répartition altitudinale ; dans la vallée de Couplan, plus froide, elle ne dépasse pas 1 300 m d'altitude ; peut-être bénéficie-t-elle du réchauffement des strates édaphiques en été ou d'un meilleur drainage (cf. ce qui a été dit plus haut sur sa régression dans la litière du bois oriental). Certaines espèces issues des landes et prairies vont pouvoir pénétrer dans la saignée, parfois dans le bois ouest, mais n'atteindront pratiquement jamais la parcelle est. Ce sont essentiellement *B. parvula* dont la résistance à la dessication en fait très souvent une espèce expansive en milieu découvert, *H. major, L. cyaneus, S. aureus, S. signatus.*

CONCLUSIONS

L'analyse factorielle des correspondances appliquée à l'étude des biocénoses de Collemboles des six parcelles du Piau d'Engaly nous a permis de montrer que le déboisement pratiqué dans la hêtraie-sapinière avait pour effet, au bout de 4 ans seulement, de briser l'équilibre climacique de la pédofaune du sous-bois.

L'apparition de la saignée provoque dans la zone dénudée l'appauvrissement des espèces les plus fragiles (en particulier des Neanuridae hygrophiles), l'augmentation des espèces forestières qui sont ici à la limite altitudinale supérieure de leur peuplement, l'introduction d'espèces typiques des paysages découverts (landes et prairies).

On observe en outre une modification de l'équilibre dans les zones de la forêt dont l'intégrité écoclimatique n'est plus respectée du fait de l'ensoleillement des lisières orientées vers le Sud-Est (la saignée ayant une orientation générale N. E.-S. O.).

Toutefois on ne peut pas assimiler cette rupture à une transformation de la biocénose en biocénose de paysage découvert, l'apparition des nouvelles conditions écoclimatiques étant somme toute très récente.

Il serait intéressant à cet égard de reprendre dans quelques années l'étude de ces parcelles pour en préciser l'évolution éventuelle.

Bibliographie

BENZECRI (J. P.), 1970. — Distance distributionnelle et métrique du χ^2 en analyse factorielle des correspondances. *Publ. Lab. J. P. Benzecri*, I.S.U.P.

BENZECRI (J. P.) et Coll., 1973. — L'analyse des Données. Dunod, Paris, 2 vol.

BONNET (L.), 1966. — Le peuplement thécamoebien des sols du Gabon. *Biologia gabonica*, **2**, 3: 183-214.

BONNET (L.), 1969. — Aspects généraux du peuplement thécamoebien édaphique de l'Afrique intertropicale. *Publ. Sew. Cult. Comp. Déam. Angola*, Lisboa, **81**: 137-176.

CASSAGNAU (P.), 1961. — Écologie du sol dans les Pyrénées centrales : les biocénoses de Collemboles. Hermann, Paris, 235 p.

CHOUARD (P.), 1949. — Coup d'œil sur les groupements végétaux des Pyrénées centrales. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **46**: 145-148.

CORDIER (B.), 1965. — L'analyse factorielle des Correspondances. *Thèse Doct. Spéc. (Math.). Rennes*, 66 p.

LEBART (L.) et (J. P.) FÉNELON, 1971. — Statistique et Informatique appliquée. Dunod, Paris.